BEITRÄGE ZUR ANATOMIE

UND

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DER

TREMATODEN.

INAUGURAL-ABHANDLUNG

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

UNIVERSITÄT WÜRZBURG

VORGELEGT VON

JOACHIM BIEHRINGER

aus Nürnberg.

WIESBADEN.

C. W. KREIDEL'S VERLAG.

1884.

BEITRÄGE ZUR ANATOMIE

UND

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DER

TREMATODEN.

INAUGURAL-ABHANDLUNG

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

UNIVERSITÄT WÜRZBURG

VORGELEGT VON

JOACHIM BIEHRINGER
aus Nürnberg.

WIESBADEN.
C. W. KREIDEL'S VERLAG.
1884.

Beiträge

zur

Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Trematoden.

Von

JOACHIM BIEHRINGER.

Einleitende Bemerkungen.

Die vorliegenden Beobachtungen beziehen sich auf die Ammengeneration der digenen Trematoden und hier wieder vorzugsweise auf die unter dem Namen der Sporocysten bekannte niedriger organisirte Form derselben. Das ihr äquivalente Entwicklungsstadium der Redien hat ja neuerdings in den Arbeiten von Leuckart[1]) und A. P. Thomas[2]) über die Entwicklungsgeschichte des Leberegels eine eingehende Berücksichtigung erfahren.

Untersucht wurde einesteils der gewebliche Bau der Sporocysten, sowie andernteils die Art und Weise, wie die Keimkörper, aus denen die nächste Generation hervorgeht, in ihnen entstehen. Letztere Frage besonders ist gerade in der allerjüngsten Zeit durch die obenerwähnten Arbeiten von Leuckart und Thomas wieder in den Vordergrund der wissenschaftlichen Diskussion getreten. Doch

[1]) Archiv für Naturgeschichte. 48. Jahrgang 1882. 1. Bd. S. 80—119, Taf. VIII. Zoologischer Anzeiger No. 99, Jahrg. 1881, und No. 122, Jahrg. 1882.

[2]) The quaterly journal of microscopical science. Januarheft 1883. S. 99—123. Taf. II. u. III.

war es mir leider nicht möglich, die gerade im Hauptpunkte abweichende Darstellung beider zu verbinden und so die Sache zu einem gewissen Entscheid zu bringen, wie ich es wünschte. Dazu hätte ich einer Untersuchung über die Umbildung der ersten Larvenform[3]) in die Amme bedurft, welche ich nicht anstellen konnte, weil ich nicht das nötige Material zur Verfügung hatte. Untersucht wurden die Keimschläuche folgender Cercarien:

1. Cercaria armata v. Siebold. Die Ammen dieser Form können die Keimdrüse, Leber, auch Niere unserer grossen Teichhornschnecken in so grosser Zahl erfüllen, dass die hinteren Windungen zumal der grossen Tiere nur aus einem Haufen wirr durcheinander liegender Säcke bestehen.[4]) Ob die Lebensthätigkeit der Schnecken durch diese massenhafte Anhäufung von Sporocysten, welche auf diese Weise ganze Organe verdrängen, irgendwie leidet, ist wol anzunehmen, obgleich derartig inficirte Limnaeen sich äusserlich in nichts von gesunden Exemplaren unterscheiden.

Wahrscheinlich gehört hierher auch eine Anzahl von Ammen, welche ich einmal einzeln verstreut in der Leibeshöhle eines Limnaeus stagnalis vom Schwemmsee aus der hiesigen Umgebung fand. Sie enthielten nur Keimkörper, keine ausgebildeten Cercarien.

2. Cercaria macrocerca de Filippi. Die Sporocysten derselben hingen stets in grösseren Haufen an den Kiemen von Cyclas Sandbergeri Cless., einer im Schwemmsee vorkommenden Varietät von Cyclas cornea L.

Ob jüngere Sporocysten, welche sich an der gleichen Stelle fanden, ebenfalls hierher zu stellen sind, kann ich nicht sagen, da dieselben ebenfalls nur Keimkörper enthielten. Vielleicht sind einige

---

[3]) Ich bezeichne sowol das aus dem Ei schlüpfende Wesen, wie die Cercarie als Larvenform, da beide das Hauptmerkmal der Larven besitzen: besondere Organe, welche bei der Umwandelung der Larve ins ausgebildete Tier verloren gehen, d. h. Larvenorgane. Ob letzteres auf geschlechtlichem oder ungeschlechtlichem Wege neue Organismen erzeugt, ist dabei gleichgiltig. Treten zwei derartige Formen im Laufe der Entwicklung einer Art auf, wie in unserm Falle, so kann man ja beide als erste und zweite Larvenform im Entwicklungscyclus unterscheiden. Die Bezeichnung der ersteren als eines „freischwimmenden Embryo“ enthält einen inneren Widerspruch. „Embryo“ ist ein Tier nur solange, als es sich innerhalb der Eischale oder des mütterlichen Organismus befindet.

[4]) Falls die Schale nicht allzudunkel gefärbt ist, erhalten dann diese Windungen durch die gelben durchschimmernden Sporocysten einen helleren Farbenton.

Eigentümlichkeiten in der Organisation, die sie von den alten Sporocysten der Cercaria macrocerca trennen, nur als Altersunterschiede aufzufassen.

3. Cercaria micrura de Filippi aus Bithynia tentaculata (= Paludina impura Lamarck) von einem durch die Mainkorrektion entstandenen Wasserloche bei Randersacker unfern Würzburg. Die sehr lebhaft beweglichen Sporocysten, die Cercarien mit den kurzen stummelförmigen Schwänzen entsprechen genau der von Filippi gegebenen Abbildung und Beschreibung.[5])

4. Bucephalus polymorphus aus Anodonta mutabilis vom gleichen Fundorte. Die Fäden desselben sind im unversehrten Zustande röhrenförmig und nehmen erst beim Herauspräpariren, wahrscheinlich in Folge der dabei unvermeidlichen Zerrungen, die perlschnurartige Form an, welche K. E. von Bär ihnen zuschreibt.

5. Cercaria acerca n. sp. Diese schwanzlose Cercarie mit Mundstachel fand sich in langen, röhrenförmigen, unverästelten Schläuchen, welche die verschiedenen Organe eines Onchidium Carpenteri Stearns. von der Westküste Kaliforniens durchsetzten.

6. Aehnliche Cercarienschläuche aus Onchidium spec. von Singapore.

Die Beobachtungen wurden zu einem Teil an frischen Objekten angestellt. Als sehr gute und brauchbare Untersuchungsflüssigkeit ergab sich dabei die Blutflüssigkeit der Schnecken selbst. Einzelne Punkte, insbesondere die Entstehung der accessorischen Membran der Sporocysten können überhaupt nur auf diese Weise ans Licht gestellt werden. Zur Conservirung ward anfangs heisses Wasser benutzt, das sich jedoch als zu unsicher in seinen Wirkungen erwies, dann die gewöhnlichen Reagentien: Chromsäurelösung allein oder in Verbindung mit Essigsäure, Ueberosmiumsäure, Quecksilberchlorid und Pikrinschwefelsäure. Die Anfertigung von Schnitten und Schnittserien geschah in der auf dem hiesigen Institute üblichen und schon mehrmals in diesen Blättern beschriebenen Weise, z. T. auch nach der von W. Giesbrecht angegebenen Methode.

Die Zeichnungen sind möglichst genau nach den Schnitten angefertigt und darum manchmal vielleicht nicht so klar und deutlich,

[5]) Troisième mémoire pour servir à l'histoire génétique des Trématodes in: Memorie della reale Accademia di Torino. 2. Serie. 18. Bd. 1859. S. 203—204. Taf. I, Fig. 5—6.

als es die Abbildungen mikroskopischer Objekte meistens sind. Wenn auch jede Abbildung mehr oder minder die subjektive Auffassung, welche der Beobachter aus seinen Untersuchungen gewonnen hat, vertritt und vertreten soll, so zog ich es doch vor in Hinblick darauf, dass ich einzelne Abschnitte, wie die Struktur des innern Epithels bei gewissen Ammen, die Keimbildung, durchaus nicht für abgeschlossen halte, lieber Abbildungen zu geben, welche dem Sachverhalt möglichst entsprachen, als dieselben nach vorgefassten Meinungen willkürlich zu deuten. Ich hoffe dadurch einem späteren Forscher einen grösseren Dienst zu leisten als durch anscheinend klare, aber auf Kosten der Thatsachen schematisirte Zeichnungen.

A. Zum Bau der Sporocysten.

1. Epidermis. Die äusserste Lage der Sporocysten wird nach den bisherigen Beobachtungen von einer dünnen strukturlosen und homogenen Haut gebildet. Sie wurde lange Zeit als eine echte Cuticula, d. h. als ein Ausscheidungsprodukt des Tieres betrachtet, wiewol eine sie erzeugende Matrix vollständig fehlt. Man stellte sie darum auch mit der Basimentmembran der Planarien und anderer Plattwürmer zusammen, der strukturlosen Grenzschicht, welche die bindegewebige Grundsubstanz des Körpers von der Epidermislage trennt.

Allein bei genauerer Untersuchung zumal jüngerer Sporocysten wird man in dieser „Cuticula“ sparsam eingelagerte längliche Kerne bemerken, welche ein körniges Ansehen haben, oft auch ein Kernkörperchen besitzen. Ursprünglich wol rund, platten sie sich allmählich ab, werden linsenförmig und liegen in schwachen Erweiterungen der äusseren Membran (Fig. 1—3, 14). Sie sind sowol am lebenden Tiere zu sehen, wie auf Schnitten durch conservirte Tiere und fallen hier besonders durch die intensive Färbung auf, die sie nach Behandlung mit Färbemitteln erhalten. Dass sie bei der später noch genauer zu beschreibenden allgemeinen Gewebedegeneration ebenfalls zurückgebildet werden, ist klar. Sie verlieren ihre Gestalt und werden körnig, sind aber auch bei alten Sporocysten häufig noch durch ihre starke Reaktionsfähigkeit auf Farbstoffe nachzuweisen.

Die Entstehung dieser Haut konnte ich leider nicht verfolgen. Statt dessen schiebe ich hier die Bildung der „Cuticula“ bei den Cercarien ein, deren erste Entwicklung ja nach dem einstimmigen Zeugnisse aller Beobachter derjenigen der Ammen vollständig gleicht und erst im weitern Verlaufe sich anders gestaltet.[6])

Auch die „Cuticula“ der Cercarien ist keine echte Cuticula, auch sie enthält wie die „Cuticula“ der Sporocysten Kerne in grösserer oder geringerer Zahl und in verschiedenem Abstande von einander (Fig. 4). Dieselben degeneriren bei der weiteren Entwicklung der Cercarien ebenfalls, sind aber noch in ziemlich späten Stadien auch an frischen Exemplaren als kleine Körperchen nachzuweisen, welche in geringen Erweiterungen der Membran liegen.

Die „Cuticula“ tritt schon in einem sehr frühen Stadium auf, in welchem die Keimkörper noch aus wenig Zellen bestehen, und bildet um diese eine glashelle, doppelt contourirte Haut, welche in Erweiterungen einen oder mehrere Kerne enthält. Diese Kerne gleichen in Grösse und Aussehen vollständig den Kernen der inneren Zellen; nur die Form ist eine etwas andere: sie sind zu Ellipsen geworden, deren grosse Axe in der Tangente des Keimkörpers liegt (Fig. 5—8). Dass die äussere Membran der Hülle über sie hinwegzieht, erkennt man sehr leicht an Präparaten, welche einige Zeit in der Untersuchungsflüssigkeit, Wasser, Kochsalzlösung etc. gelegen haben. Dieselbe diffundirt in den Raum zwischen die innere und äussere Lamelle der Hülle hinein und hebt die äussere Lamelle an den Stellen, wo die Kerne liegen, halbkugelförmig ab, so dass sie die Kerne in weitem Bogen (Fig. 7) umgibt. Letztere erscheinen dann rund, haben also wol nur in Folge der Spannung, welche die Membran von der inneren wachsenden und sich teilenden Zellenmasse erleidet, die elliptische Gestalt angenommen.

Die Entstehung dieser Membran lässt sich schwer verfolgen. Sie ist wol als eine Gastrulabildung durch Epibolie aufzufassen, indem eine oder vielleicht auch einzelne äusserlich liegende Zellen des

---

[6]) Ammen und Cercarien können ja auch nebeneinander im selben Keimschlauche auftreten, so Redien und Cercarien in Redien von Cercaria coronata (Filippi, deuxième mémoire etc. Accad. di Torino XVI. 1857, S. 427), von Cercaria echinata und ephemera (v. Siebold in Burdachs Physiologie, 2. Aufl. 2. Bd. S. 190); vom Leberegel nach Thomas (a. a. O. S. 124—126, Taf. III, Fig. 13). Die Beobachtung Siebolds bei Cercaria echinata kann ich bestätigen.

Keimkörpers durch peripheres Wachstum an ihrem freien Rande sich membranartig um die Zellenmasse desselben herumziehen. Eine ähnliche Bildungsweise beschreibt Schauinsland für die „Hüllmembran“ oder „das Ektoblast erster Ordnung“ der Trematodenembryonen, einer während der Entwicklung im Eie auftretenden Umhüllungshaut des Embryo, welche beim Ausschlüpfen in der Eischale zurückbleibt.[7]) Auch die Bildung der embryonalen Hüllen der Taenienembryonen nach der Darstellung Ed. van Benedens ist hierher zu ziehen.[8])

Dass bei dieser Umwachsung eine Vermehrung der Zellen durch Teilung stattfinden muss, gleichwie bei der Bildung jener Hüllmembran nach Schauinsland, geht schon daraus hervor, dass ältere Keime viel mehr Kerne in der Cuticula enthalten, als der Keimkörper überhaupt ursprünglich Zellen besass. In der That kann man auch an einzelnen Keimkörpern Zellteilungen in der Membran beobachten (Fig. 6).

Durch den Nachweis von Kernen in der „Cuticula“ der Trematoden ist für diese eine Entstehung aus Zellen, welche untereinander verschmelzen, in Anspruch zu nehmen. Sie entsteht also nicht durch die Ausscheidung einer unterlagernden Matrix; sie ist aber auch kein Gebilde, welches der Basimentmembran der Planarien zu vergleichen wäre. In beiden Fällen würde eine Epidermis vollständig fehlen, da sie im ersten Falle als Subcuticularschicht, im andern als äusserer Zellenbelag auftreten müsste. Die „Cuticula“ der Trematoden ist vielmehr die Epidermis selbst, sie ist der „Hypodermis“ der übrigen Würmer gleichzusetzen.

Man hat bis jetzt stets das Wimperepithel der Larve dem Ektoderm oder der Epidermis der anderen Tierformen gleichgesetzt, so dass die aus der bewimperten Larve durch Abwerfen des Flimmerkleides entstehende Amme eigentlich gar kein Ektoderm besässe, ähnlich wie dies auch bei den Cestoden[9]) und bei Hydra nach Kleinenbergs Darstellung angenommen wird.

---

[7]) H. Schauinsland, Beitrag zur Kenntniss der Embryonalentwicklung der Trematoden, in: Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaft, 16. Bd. S. 481, 490, 502.

[8]) Archive de Biologie, vol. II. 1881, S. 183—210. Hier nach dem zoologischen Jahresbericht für 1881. 1. Abteilung, S. 230.

[9]) Vielleicht entsteht auch hier die Cuticula in der nämlichen Weise wie bei den Trematoden.

Ich möchte diese Wimperhülle eher als ein Larvenorgan fassen gleich dem äusseren Epithel der Echinodermen- und Nemertinenlarven, welches ja auch nach der Ausbildung des definitiven Tieres abgeworfen wird und zu Grunde geht. Dass etwas derartiges auch bei der Entwicklung der Blutegel vorkommt, geht aus den Untersuchungen von R. S. Bergh über Aulastomum und Nephelis hervor.[10]) Ob wir jedoch noch weiter gehen und die bewimperte Larve der Trematoden den Larven der Nemertinen und Stachelhäuter gleichstellen dürfen, aus welchen durch innere Wucherung und Differenzirung das höher organisirte Geschlechtstier entsteht, mag einstweilen dahingestellt bleiben. Dass ein solcher Fall nicht im Bereiche der Unmöglichkeit liegt, lehren uns die Beobachtungen von Siebolds[11]) und P. J. van Benedens[12]) über die erste Larve von Monostomum mutabile. In dieser tritt nämlich, wenn sie ihre Organisation vollständig erlangt hat, eine „Art länglicher Blase" auf, welche grösser und grösser wird und sich allmählich zu einer Redie gestaltet.

2. Muskelschicht. Auf die Epidermis folgt eine bei allen von mir untersuchten Formen sehr dünne Muskelschicht. Die äussere Lage derselben besteht aus ganz schmalen, eng aneinander gelagerten Ringfasern. Sie erscheint auf Längsschnitten, besonders deutlich auf solchen, wo sie etwas tangential getroffen ist, als eine Reihe feiner Punkte oder Strichlein (Fig. 3, Fig. 21—24, 26). Unter ihr liegt eine Längsmuskelschicht, welche jedoch häufig bei weitem nicht so deutlich sichtbar ist, als die Ringfaserlage. Meistens scheinen die Längsmuskeln ebenso schmal und eng aneinander gelagert zu sein wie die Ringmuskeln, sodass die Oberfläche der Sporocyste wie von einem fein quadrirten Netz überzogen ist. Dies ist der Fall bei den meisten Sporocysten, wie bei den Redien der Cercaria echinata und den langgestreckten Keimschläuchen aus den beiden Onchidien. Bei den Sporocysten der Cercaria macrocerca, insbesondere bei den jüngeren Formen, fand ich jedoch einen anderen Bau der Längsmuskelschicht: statt der eng aneinander gelagerten Fasern treten viel breitere, vereinzelter stehende, homogene und strukturlose Fasern auf, welche sich oft durch Querbrücken mit einander

[10]) Zoologischer Anzeiger. Jahrg. 1884.

[11]) Archiv für Naturgeschichte, 1835. I. Bd. S. 78—81.

[12]) Mémoire sur les vers intestinaux. Supplément aux Comptes rendus de l'Académie des sciences. 2. Bd. 1861. S. 75 u. 76. Taf. XII. Fig. 7—15.

verbinden, ähnlich wie dies Max Schultze von den Turbellarien angibt. Sie fallen namentlich auf Flachschnitten durch ihre ziemlich dunkle Färbung auf (Fig. 9).[13])

Durch die Contractionen der Längsmuskulatur wird die Epidermis quer gefaltet und zwar je nach dem Bau jener in verschieden hohem Grade. Bei den Formen mit schwach entwickelter Längsmuskelschicht zeigt sie eine feine und sehr regelmässige Querfaltung (vgl. Fig. 25), während sie bei jenen jüngeren Sporocysten aus Cyclas in lauter tiefe Runzeln von bedeutender, dabei aber ziemlich wechselnder Grösse und Form und annähernd parallelem Verlaufe gelegt wird.

Die Entfernung der einzelnen Ring- und Längsmuskelfasern von einander wechselt natürlicherweise je nach den Contractionszuständen. Wenn sich die Ringmuskeln zusammenziehen, werden die Längsmuskeln einander genähert und umgekehrt. Messungen nach dieser Richtung hin haben demnach wenig Wert.

3. Keimepithel. Die innerste Lage des Sporocystenleibes stellt bei weitem den Hauptteil der Wandung dar. Da sie, wie ich später zu zeigen haben werde, die Bildungsstätte der Keimkörper ist, so will ich sie im Unterschiede von dem nachher zu besprechenden äusseren Epithel der Ammen mit obigem Namen bezeichnen. Siebold beschrieb sie zuerst dem äusseren Anscheine nach als eine blasig-körnige Masse,[14]) worin G. R. Wagener kernartige Gebilde und einzeln eingestreute zellenartige Körper fand, von welchen er die Keimkörperbildung ausgehen lässt.[15]) Auch Leuckart erwähnt die geringe Sonderung der Zellen in dieser Schicht, deren Kerne bald dichter gehäuft, bald auch besonders an den dünnen Stellen der Körperwand in grösseren Abständen von einander liegen.[16]) Die neuesten Untersuchungen von Leuckart und Thomas an den Ammen des Leberegels erklären diese Lage für ein echtes Epithel.

---

[13]) Ob auch bei der ersten Form der Längsmuskulatur Verästelung der einzelnen Fasern auftritt, musste ich unentschieden lassen.

[14]) Burdachs Physiologie. 2. Aufl. 2. Bd. S. 188.

[15]) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer. S. 35, in: Natuurkundige Verhandelingen van de Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen te Haarlem. 13. Teil 1857.

[16]) Menschliche Parasiten. 1. Aufl. I. Bd. S. 506.

Nach Leuckart besteht sie bei den Redien desselben aus grossen, unter Umständen blasig aufgetriebenen Kernzellen von feinkörniger Beschaffenheit,[17]) nach Thomas bei den Sporocysten aus runden oder vieleckigen Zellen, welche in ihrer Grösse sehr differiren, stets aber einen grossen Kern enthalten. Das Epithel ist hier an den meisten Orten bloss eine Zelle tief, obgleich anliegende Zellen einander dachziegelförmig überdecken können, stellenweise aber und zwar besonders bei den jüngeren Sporocysten 2—3 Zellen tief.[18])

Nach meinen Beobachtungen ist das Epithel in der Mehrzahl der Fälle einschichtig und besitzt bei den einzelnen Sporocystenarten eine etwas verschiedene Form, indem die Zellen desselben eine cylindrische oder mehr kubische oder endlich eine ziemlich platte Gestalt haben können. In der Mehrzahl der Fälle liessen sich die Zellgrenzen durch die angewandten Reagentien nicht deutlich darstellen; das Ganze erschien eher als eine körnige Masse, worin ziemlich grosse Kerne mit körnigem Inhalte und 1, 2, auch mehr Kernkörperchen lagen. Dass die Kerne an einzelnen Punkten dicht neben, ja selbst über einander liegen, was auf eine local auftretende Mehrschichtigkeit des Epithels hinweist, ist bereits erwähnt worden (vgl. Fig. 12, 20, 21—28).

Von dieser allgemeinen Form weicht jedoch das Keimepithel der älteren Sporocysten von Cercaria macrocerca auffallend ab. Dort besteht dasselbe aus grossen hellen, z. T. gegenseitig sich auskeilenden Zellen in einfacher oder mehrfacher Lage. Dieselben enthalten einen ziemlich grossen Kern mit einem oder mehreren Kernkörperchen, und anscheinend auch Vakuolen. An diese Schicht schliesst sich auf der distalen, d. h. auf der gegen die Muscularis gewandten Seite eine grössere oder geringere Menge von Kernen an, welche kleinen Zellen zuzugehören scheinen. Sie liegen in einer protoplasmatischen Grundmasse, die auf Flachschnitten als ein anastomosirendes Netzwerk erscheint. Stellenweise ziehen sich dieselben auch zwischen die hellen Zellen der inneren Lage hinein.[19]) (Fig. 3, 10).

---

[17]) Archiv für Naturgeschichte. 1882. 1. Bd. S. 106.

[18]) a. a. O. Quaterly journal etc. 1883. S. 116.

[19]) Bei den jungen Sporocysten aus Cyclas war von dieser Struktur nichts zu bemerken. Dieselben enthielten die oben geschilderte körnige Innenschicht mit eingelagerten Kernen.

4. Der Paletot. Bei einer Anzahl von Sporocysten kommt ausser den drei typischen Schichten, der Epidermis, Muskelschicht und dem Keimepithel, noch eine vierte Schicht vor, welche das Tier dicht umhüllt wie ein Paletot. Ihre Herkunft ist bis jetzt noch unbekannt, wenn auch schon Leuckart die Ansicht aussprach, dass sie der Amme ursprünglich nicht zugehöre, sondern den Geweben des Wohntieres.[20])

Dass sie thatsächlich kein ursprünglicher und notwendiger Bestandteil des Ammenkörpers ist, sondern ein fremdes Gebilde, welches sich mit ihm erst secundär verbindet, wird durch verschiedene Gründe gestützt. Sie fehlt einmal vielen Sporocystenformen durchaus und kann selbst bei solchen, bei denen sie in der Regel ausgebildet ist, überhaupt gar nicht oder nur zu einem kleineren oder grösseren Teile vorhanden sein, ohne dass die Lebensfähigkeit der Amme dadurch auch nur im Mindesten beeinträchtigt wird. Dazu kommt, dass ihre anfängliche Dicke an den verschiedenen Teilen des Sporocystenleibes eine sehr wechselnde ist, indem sie an einzelnen Stellen das Doppelte und Dreifache der Höhe erlangen kann, die sie an andern Teilen aufzuweisen vermag, während sie wieder an andern Stellen vollkommen fehlt. Erst später formt sich daraus das einfache einschichtige Epithel, das die Sporocyste rings umzieht.

Sie steht ferner mit den echten Geweben der Sporocyste nur in einem ganz lockeren Zusammenhange, wie dies schon de Filippi und Moulinié angeben. Denn sie lässt sich, zumal bei dem Herauspräpariren der Ammen aus den Geweben des Wirts oder aus den Ammengenisten in ihm, ohne jeden Schaden für das Tier abheben; im letzteren Falle ist es sogar mit Schwierigkeiten verbunden, überhaupt eine Amme mit unverletzter Aussenschicht zu erhalten. Auch kommt es bei Conservirung derselben, namentlich älterer Exemplare, häufig vor, dass die eigentliche Wandung durch die Einwirkung der wasserentziehenden Reagentien zusammenschnurrt, namentlich an den Stellen, welche wenig oder gar keine Keime enthalten; die äusserste Lage hingegen folgt dieser Aenderung nicht, sie behält ihre ursprüngliche Form bei und bildet nun eine verschieden weit abstehende Hülle um die Sporocyste.

---

[20]) Leuckart, Menschliche Parasiten. I. S. 506.

Endlich möchte ich noch die von Filippi[21]) angeführte und auch von mir gemachte Beobachtung anführen, dass der in der Hülle eingeschlossene Keimschlauch eine mehr oder minder tiefe, den Beginn der Teilung anzeigende Einschnürung aufweisen kann, ohne dass sich die äussere Membran daran irgendwie beteiligte.

Die Ansichten über die Entstehung und Bedeutung dieser Lage sind bis auf den heutigen Tag sehr geteilt gewesen. Die ersten Abbildungen derselben geben Steenstrup von einer Amme der Cercaria armata[22]) und dann G. R. Wagener von einer Amme aus Limnaeus stagnalis als einer Schicht, deren Ursprung ihm unbekannt blieb.[23]) Den ersten, freilich verunglückten Erklärungsversuch des Phänomens machte Filippo de Filippi.[24]) Er fand in Bithynia tentaculata (Paludina impura) und Limnaeus pereger Sporocysten eigentümlicher Art, welche einen ähnlichen Bau zeigten, wie ihn kurz vorher Moulinié bei Sporocysten aus Limax cinereus und rufus gefunden hatte.[25]) Dieselben hatten eine cylindrische Hülle mit ziemlich dicken Wänden, welche ein sehr bewegliches „Vorderende“ besass, aber sonst keine weitere Organisation aufwies. Sie umschloss einen besonderen die Cercarien enthaltenden Sack. Diesen erklärte nun Filippi ganz richtig als die eigentliche Sporocyste, die äussere Hülle hingegen als eine Grossamme, Sporocystophore. Er nahm an, dass in diesem Falle der Embryo nach Erzeugung der Amme nicht zu Grunde gehe, sondern mit letzterer fortlebe.

Leuckarts Ansicht habe ich schon oben gegeben. Er vergleicht diese Membran der Bindegewebshülle der Blasenwürmer.

Ich habe auf diesen Punkt die Sporocyste von Cercaria armata geprüft, sowie eine andere Sporocyste aus der Leibeshöhle unserer Teichhornschnecke, welche vielleicht zur gleichen Art zu ziehen ist. Als Untersuchungsflüssigkeit wurde das Blut der Schnecken selbst benutzt.

---

[21]) Troisième mémoire etc. Memorie della Accad. di Torino. XVIII. Bd. S. 204. Taf. I. Fig. 8.

[22]) Ueber den Generationswechsel. Taf. III. Fig. 1*e*.

[23]) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer. S. 105. Taf. XXVII. Fig. 6.

[24]) Annales des sciences naturelles. 4. Serie. 6. Bd. S. 83, 84. Troisième mémoire etc. Mem. della Accad. di Torino. XVIII. S. 204. Taf. I. Fig. 7 und 8.

[25]) De la reproduction chez les Trématodes endoparasites. Mémoires de l'Institut Genevois. 3. Bd. 1856. S. 83 u. 251. Taf. VIII, Fig. 12, 13. Taf. IX, Fig. 8, 9. Diesing bezeichnet die Cercarie als Cercaria trigonocerca.

Die Membran zeigt, wie ich bereits erwähnt habe, durchaus nicht immer und überall eine gleichmässige Ausbildung in Bezug auf ihren Bau und ihre Ausdehnung über den Körper der Sporocyste. Häufig ist nur der mittlere Teil dieser von ihr umhüllt, die beiden Endpartien hingegen auf eine grössere oder kleinere Strecke noch frei, eine Form, welche schon Wagener abgebildet hat. In einem anderen Falle ist auch das dickere Ende der Amme, das meist einen Saugnapf besitzt, von der Membran umgeben, das andere hintere Ende dagegen noch nackt (Fig. 18). Letzteres zeigt dann häufig, wie auch in anderen Fällen, wo kein Paletot vorhanden ist, eine mehr oder minder grosse Beweglichkeit und Veränderlichkeit der Form. Es ist für gewöhnlich kegelig gestaltet, verlängert sich und verkürzt sich fast bis zum völligen Verschwinden und dreht sich wie tastend nach verschiedenen Richtungen.[26]) Auch der in der Hülle eingeschlossene Teil der Sporocyste vollführt noch Bewegungen, welche sich aber auf eine zonale, wellenförmig über einen Teil des Tieres hinlaufende Zusammenziehung und Ausdehnung beschränken müssen, ähnlich den Bewegungen des Embryo in der Eischale. Die eingeschlossenen Keimkörper werden dabei hin und her geschoben.

Zuletzt wird auch das noch bewegliche Ende der Amme von der accessorischen Membran umhüllt und dieselbe so von einem vollkommenen Sack umgeben, welcher ihr nur noch Contractionsbewegungen gestattet.

Das Substrat, aus welchem diese die Sporocyste mehr und mehr einhüllende Haut entsteht, ist das Blut des Wohntieres, die Elemente, welche dasselbe zusammensetzen, sind die Zellen des Schneckenblutes.

Die Blutkörperchen der Schnecken sind farblose Gebilde mit grossem Kerne, welche als amöboide Zellen mit feinen sich verästelnden Fortsätzen im Blutplasma umherschwimmen, schon in diesem die Neigung zeigend, sich zu kleineren oder grösseren Klumpen zusammenzuballen.

Das Blutgefässsystem der Gastropoden ist bekanntlich kein ge-

---

[26]) Schon Moulinié und Filippi haben dieses bewegliche Hinterende gesehen, aber als Vorderende bezeichnet und mit der äusseren (accessorischen) Umhüllung in Zusammenhang gebracht (vgl. v. S.).

schlossenes, sondern geht in seinen peripheren Teilen in ein System von Hohlräumen, Kanälen und Lacunen über, welche in und zwischen den Organen des Tieres verbreitet sind. In diesen Lacunen, insbesondere in den Bluträumen in und um die Leber, aber auch in denen anderer Teile des Schneckenleibes liegen nun die Sporocysten, rings umspült von der ernährenden Blutflüssigkeit. Man kann sich von diesem Verhältniss leicht überzeugen, wenn man Schnitte durch eine Limnaeusleber legt, welche nur in geringem Grade von den Parasiten durchsetzt ist.

Die in dem Blutplasma umherschwimmenden Blutzellen setzen sich an die Wandung der Keimschläuche an und kriechen auf dieser mittels ihrer Pseudopodien umher (Fig. 15). Sie sammeln sich dabei allmählich an beliebigen Stellen zu kleineren Haufen an, welche ihre verästelten Pseudopodien nach allen Seiten hin ausstrecken (Fig. 16 u. 17). Diese Zellhaufen werden grösser, verbreiten sich immer mehr über die Haut des Keimschlauches und vereinigen sich zu grösseren Abschnitten, welche dieselbe zonenförmig umgeben. Während dem ziehen sie ihre Pseudopodien ein, runden sich ab und bilden, indem sie eine Zellhaut ausscheiden, nach und nach eine epithelartige Hülle um den Ammenkörper. Dieselbe ist anfangs noch sehr unregelmässig in ihrer Begrenzung und Höhe, indem mehrere Zellen über einander liegen können, nimmt aber allmählich ganz und gar die Form eines einschichtigen Epithels an (Fig. 18). Es hat dies wol darin seinen Grund, dass die zu äusserst liegenden Zellen wieder weiter wandern; wenigstens strecken dieselben noch lange ihre Fortsätze aus, wenn sich die inneren, der Sporocystenwandung zunächst liegenden Zellen schon abgerundet haben (Fig. 17, 18). Die so in ein Epithel umgewandelten Blutzellen haben durch gegenseitige Abplattung eine etwas unregelmässige vier- bis vieleckige Form (Fig. 19) angenommen und stellen nun eine Lage kubischer oder cylindrischer Zellen dar mit rundem oder ovalem Kerne, welch' letzterer ein oder mehrere Kernkörperchen enthalten kann (Fig. 20, 26). Dass die Zellen jedoch auch dann noch längere Zeit membranlos und demgemäss amöboid bleiben können, zeigt Fig. 18 bei *a*, wo eine Zelle in dem schon vollständig ausgebildeten Epithel noch Fortsätze aussendet. Die Bildung der Blutkörperchenschicht beginnt gewöhnlich in der Mitte des Tieres, wo die Bewegungen desselben am geringsten sind, und setzt sich von hier aus polwärts fort, zuerst das vordere meist durch einen Saug-

napf ausgezeichnete und minder bewegliche Ende umfassend, zuletzt auch das lebhaft bewegliche hintere Ende, womit dann, wie bereits erwähnt, der Beweglichkeit der Sporocyste wenigstens nach einer Richtung hin ein Ziel gesetzt ist. In anderen Fällen beginnt die Paletotbildung auch vom Saugnapfende aus. Treten die Sporocysten in „Genisten" in den Organen des Wirtes auf, so liegen sie zumeist so nahe bei einander, dass sie sich fast berühren. In diesem Falle können sie durch die Blutkörperchenschicht, die ja alle umhüllt, so enge verbunden werden, dass der bereits oben (S. 10) erwähnte Fall eintritt: Man kann kaum eine Sporocyste mit unverletztem Paletot erhalten.

Schon zu der Zeit, wo die Blutzellen noch auf dem Ammenkörper umherkriechen, treten in ihnen anfangs dunkelrandige Kügelchen von weisser etwas ins Grünliche spielender Farbe, dann scharfumgrenzte gelbe Kügelchen auf, welche in verschiedener Grösse (bis zu 0,003 mm) und Zahl in den Zellen vorhanden sind und ihnen durch ihre Menge eine gelbe Färbung verleihen. Meist liegen sie regellos zerstreut, können aber auch (wol in Folge der Contractionsbewegungen) in ziemlich regelmässigen Querreihen angeordnet sein. Sie treten unter Umständen in solchen Massen in den Zellen auf, dass sie die Erforschung der histologischen Struktur in den darunter liegenden Schichten sehr erschweren.

Ob sie durch chemische Umsetzungen im Plasma der Blutzelle entstehen oder von Aussen aufgenommen werden, habe ich nicht entscheiden können.

Bei älteren Sporocysten vereinigen sich diese gelben Tröpfchen zu grösseren regelmässig oder unregelmässig begrenzten Flecken von rotgelber Farbe, welche in der Wandung verstreut liegen. Das Tier erhält dadurch ein gelbfleckiges Aussehen.

Der Farbstoff löst sich in Weingeist, schwerer in Aether mit hellgelber Farbe.

Saugnapf. Dass viele Sporocysten einen Saugnapf oder besser eine Einsenkung am einen Pole besitzen, ist schon lange bekannt.

So sah K. E. von Bär einen Saugnapf bei der Sporocyste seiner Cercaria I.,[27]) Steenstrup bei der Sporocyste von Cercaria armata,[28])

---

[27]) Beiträge zur Kenntniss der niederen Tiere. Nova acta Academiae Leopoldino-Carolinae. XIII. Bd. 2. Abt. S. 640. Taf. 31, Fig. 1*a*.

[28]) Generationswechsel. S. 88, 89, Taf. III. Fig. 1*b*, *c*, *d'*. Die Richtigkeit der Beobachtung ward bestritten von C. Th. v. Siebold (Burdachs Physiologie,

Filippi bei derjenigen von Cercaria microcotyla[29]) und den kleinen Sporocysten von Cercaria virgula,[30]) G. Wagener bei der Sporocyste von Cercaria cystophora,[31]) ferner auch Moulinié bei den Sporocysten von Cercaria trigonocerca[32]) und Pagenstecher bei denen von Cercaria cotylura aus Trochus cinereus.[33])

Am frischen Tiere, namentlich an jüngeren Exemplaren, erscheint der Saugnapf als eine zellige Verdickung am einen Pole. Dieselbe umgibt eine centrale Einstülpung, welche eine ziemlich weite Oeffnung besitzt und sich nach Innen zu trichterförmig verengt, um hier blind zu endigen (Fig. 1, 11).

Der Pol, welcher den Saugnapf trägt, besitzt eine ziemlich geringe Beweglichkeit, während das entgegengesetzte, öfters etwas schwanzartig abgesetzte Ende der Sporocyste die schon oben beschriebenen manchmal äusserst lebhaften Bewegungen ausführt (s. S. 12).

Der Bau dieses Saugnapfs gleicht so vollständig demjenigen der übrigen Wandung, dass derselbe nur als eine einfache Einstülpung des ganzen Sackes betrachtet werden kann. Seine innere Höhlung wird ausgekleidet von der Epidermis der Sporocyste, welche am Rande einfach nach Innen umbiegt (Fig. 13, 14). Sie kann sich in einzelnen Fällen von den unterliegenden Schichten ablösen und sich umstülpend blasenförmig über den Rand der Vertiefung emporheben, dieselbe dadurch vollkommen verschliessend (Fig. 12). Auf sie folgt die Muscularis, welche sich von der Muskellage der äusseren Wandung in nichts unterscheidet, weder durch Stärke, noch durch besondere Ausbildung einer der beiden Schichten (Fig. 11, 13). An sie schliesst sich als dritte Schicht auch hier das Epithel an, das jedoch an

---

2. Aufl. 2. Bd. S. 187) und J. V. Carus (Zur näheren Kenntniss des Generationswechsels, S. 11). Dass der Saugnapf trotzdem vorhanden ist, davon habe ich mich selbst überzeugt (vgl. Fig. 11).

[29]) Premier mémoire etc. a. a. O. Bd. XV, S. 338. Taf. I, Fig. 6*a*. G. R. Wagener, Beiträge etc. Taf. XXVI, Fig. 2 u. 3.

[30]) Troisième mémoire etc. a. a. O. Bd. XVIII, S. 205. Er erklärt den Saugnapf jedoch als einen Ueberrest der Teilung und bezeichnet ihn darum als Nabel oder Narbe.

[31]) Ueber Redien und Sporocysten, in: Archiv von Reichert und Du-Bois-Reymond 1866. S. 146. Taf. VI, Fig. 2.

[32]) a. a. O. S. 251.

[33]) Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, 12. Bd. S. 296. Taf. XXVIII, Fig. 1, 13, 14.

dieser Stelle nicht ein-, sondern mehrschichtig ist und bei den Sporocysten aus Cyclas einen ähnlichen Bau aufweist, wie ich ihn oben von dem Keimepithel der Ammen von Cercaria macrocerca beschrieben habe (Fig. 13, 14).

Der Saugnapf dient gleich den kräftigen Saugnäpfen der Cercarien und Distomen zur Anheftung an die Gewebe des Wirtes. Er bedarf jedoch nicht der starken Muskulatur, welche diese auszeichnet, da ja die Ammen in und zwischen den Organen des Wohntieres schmarotzen, wo sie vor äusseren Einflüssen vollständig geschützt sind, und ihren Standort nicht oder höchstens in sehr geringem Grade verändern.

Der Saugnapf der Sporocysten entspricht wol dem Darmapparat der ersten Larvenform, welcher ja aus einem in eine zellige Masse eingesenkten Sacke besteht. Dass dieser Darm sich durch Einsenkung von Aussen her bildet, liegt insbesondere nach den Abbildungen, welche Schauinsland über die Entwicklung desselben beim Embryo von Distomum cygnoides gibt,[34]) ausser allem Zweifel. Er selbst lässt ihn allerdings in anderer Weise entstehen, indem er von der Annahme ausging, dass die Wimperhülle der Larve das Ektoderm darstelle. Da dieses sich continuirlich über die Einstülpung fortsetzt und, wenn meine obige Darlegung richtig ist, sich auch fortsetzen muss, so sucht er die Bildung desselben auf eine regelmässige Anordnung einzelner Entodermzellen zurückzuführen.[35]) Nimmt man dagegen, wie ich es oben gethan, die Cuticula als eine echte Epidermis, so erklärt sich der ganze Vorgang in einer höchst einfachen Weise.

Gefässsystem. Was dieses anlangt, so haben meine Beobachtungen an frischen Präparaten nichts Neues zu dem bereits Bekannten ergeben. Auch die Schnittmethode führte nicht weiter, da die Höhlungen desselben, wie es scheint, nur in Lücken zwischen den übrigen Geweben des Tieres bestehen, welche wie bei den Planarien unter dem Einflusse der Conservirungsflüssigkeiten zusammenfallen.

Beifügen will ich nur, dass bei der Sporocyste von Cercaria macrocerca die Trichter, welche nach Thiry's Angabe den Bau

---

[34]) a. a. O. Taf. XX, Fig. 12—17.
[35]) a. a. O. S. 491, 502.

von Annelidentrichtern haben,[36]) in der That aus einer langen, wellenförmig schwingenden Cilie zu bestehen scheinen, wie dies schon Thomas vermutet hatte.[37]) Damit ist die einzige Ausnahme, welche bisher nach den Arbeiten Fraipont's in dieser Beziehung bekannt war, beseitigt.

Eine andere Beobachtung, die allerdings nur unter Umständen hierher gezogen werden darf, ist folgende: Bei einzelnen, zumal jüngeren Sporocysten von Cercaria armata tritt am hinteren Ende eine kleine Oeffnung auf, welche jedoch bloss eine ganz kurze Strecke ins Innere hinein verfolgt werden konnte. Sie ward schon von Steenstrup gesehen und als Geburtsöffnung gedeutet.[38]) Ob nun diese Oeffnung mit dem Excretionssysteme in Verbindung steht und etwa einen Excretionsporus darstellt, oder ob sie anderen Verrichtungen dient, konnte ich leider nicht aufklären.

B. Zur Bildung der Keimkörper.

Versuche zur Lösung dieser Frage finden sich schon in den älteren Schriften über unsere Würmer, in den Arbeiten von Karl Ernst von Bär,[39]) J. V. Carus,[40]) Filippo de Filippi[41]) und Moulinié.[42]) Da sie alle ganz junge nur aus wenigen Zellen bestehende Keime freischwimmend in der Höhlung der Amme fanden, so nahmen sie an, dass dieselben auch von ihrem Ursprunge an völlig frei seien. Sie führten ihre Entstehung auf eine der endogenen Zellbildung zu vergleichende endogene Keimbildung zurück, indem sich der flüssige Inhalt der Ammen an einzelnen Punkten verdichte und so Anlass zur Bildung von Keimkörpern gebe. Sie unterschieden darnach scharf zwischen der endogenen Keimbildung

---

[36]) Beiträge zur Kenntniss der Cercaria macrocerca. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. X, S. 273.

[37]) a. a. O. S. 118.

[38]) Generationswechsel, S. 91, 92.

[39]) a. a. O. S. 640—650.

[40]) a. a. O. S. 10.

[41]) Troisième mémoire, a. a. O. Bd. XVIII, S. 221.

[42]) a. a. O. S. 71 u. 132.

in den Ammen der Trematoden und der Knospenbildung bei den Ammen der Cestoden und Hydromedusen.[43])

Dieser Ansicht trat 1855 G. R. Wagener entgegen in seinen „Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer." Gestützt auf thatsächliche auch von Thiry[44]) bestätigte Beobachtungen bei der Sporocyste von Cercaria macrocerca stellte er den Satz auf, dass die Keimkörper aus dem inneren Epithel der Ammen durch Knospung entständen.[45]) Ihm schloss sich Metschnikoff an durch die Entdeckung einer in Venus schmarotzenden Amme, deren Cercarien ebenfalls aus Derivaten einer einzigen, hier amöboiden Keimzelle der Amme hervorgehen.[46])

Damit ruhte die Frage im Grossen und Ganzen bis in die letzten Jahre. Nun begannen ziemlich zu gleicher Zeit Leuckart und A. P. Thomas die Entwicklung des Leberegels zu studiren. Ihre jetzt vorliegenden Untersuchungen enthalten auch bezüglich der Entstehung und Entwicklung der Keimkörper mancherlei Beobachtungen, welche aber nicht in allen Punkten übereinstimmen. Leuckart liess ursprünglich in der ersten Auflage seines grossen Parasitenwerkes die Frage über die Herkunft der Keimkörper etwas unentschieden. Er neigte sich der Ansicht Wageners zu nach den Beobachtungen, welche er bei Cercaria virgula gemacht hatte, deutet aber auch darauf hin, dass sich die Keimzellen, aus welchen die Keimballen entstehen, kaum in allen Fällen direkt von den peripheren Zellen des mütterlichen Körpers ableiten liessen.[47])

Letztere Meinung hat nun Leuckart in seinen neuesten Ar-

---

[43]) Moulinié a. a. O. S. 60. Auch P. J. van Beneden teilt in seinem: „Mémoire sur les vers intestinaux" den Standpunkt von Bär und Filippi (vgl. daselbst S. 87, 90, 217). Nach dem Berichte, den Quatrefages acht Jahre vorher über das Werk der Pariser Akademie erstattete, entwickeln sich hingegen die Keimkörper als Knospen an der inneren Wandung der Ammen. (Annales des sciences naturelles. 4. Serie. 1. Bd. S. 25). Ebenso hält Pagenstecher an der alten Anschauung fest (Trematoden und Trematodenlarven, S. 14).

[44]) a. a. O. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. X. Bd. S. 272.

[45]) Beiträge etc. S. 35—36. In dem in der Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. IX erschienenen Auszuge (S. 85 ff.) ist leider gerade diese für uns so wichtige Beobachtung nicht angegeben. Vgl. ferner Wagener, über Redien und Sporocysten, in: Archiv von Reichert und Dubois-Reymond, 1866, S. 146.

[46]) Bulletin de l'Académie impériale de St. Pétersbourg, 14. Bd. S. 66.

[47]) Menschliche Parasiten. I. Bd. S. 508.

beiten zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels consequent durchgeführt. Er leitet die Keimkörper einzig und allein ab von den grosskernigen Zellen (Keimzellen, Germinalzellen), welche die innere Höhlung der aus dem Ei schlüpfenden Larve vollständig erfüllen. In der Amme werden keine Keime neu gebildet, alle sind von Anfang an in bestimmter Zahl vorhanden. Ihre Keimzellen sind „Teilstücke des Embryo, Embryonalzellen, wie die übrigen, nur dass sie nicht zur Vergrösserung ihres Trägers dienen, sondern, demselben immer mehr sich entfremdend, ähnlich wie bei Gyrodactylus den Ausgangspunkt einer neuen Descendenz abgeben.“[48]) Die Thatsache, dass bei älteren Sporocysten die Keimkörper auf sehr verschiedenen Entwicklungsstufen stehen, erklärt Leuckart so, dass keineswegs alle Keimzellen sich weiter entwickeln, sondern, dass im Gegenteil ein grosser Teil derselben in seinem früheren Zustande verbleibt, ja dass selbst von den Keimballen manche auf diesem oder jenem Stadium Wachstum und Metamorphose einzustellen scheinen.[49]) Dies erklärt aber nicht, warum in allen Keimschläuchen die Keime, wiewol sie nach Leuckarts Ansicht insgesammt zur gleichen Zeit als Keimzellen im Embryo angelegt werden, sich so auffallend verschieden entwickeln, so dass Keimkörper, die nur aus wenigen Zellen bestehen, genau ebenso alt sein sollen, als vollkommen ausgebildete Ammen oder Cercarien. Es könnte ja der Fall gedacht werden, dass einzelne Keimkörper auf verschiedenen Entwicklungsstufen stehen bleiben; dann müsste aber auch die gerade bei Entwicklungsvorgängen häufig genug vorkommende Thatsache eintreten, dass Elemente, welche nicht ihre vollkommene Entwicklungsstufe erreichen, degeneriren oder zu Gunsten der sich weiter entwickelnden Teile resorbirt werden. Dem entsprechend abnorm gebildete Keimkörper habe ich aber niemals finden können. Die jüngsten Keime einer alten Sporocyste oder Redie, welche schon lebhaft umherkriechende Cercarien enthalten, sind genau ebenso normal gebildet, wie die entsprechenden Keime ganz junger Ammen.

Aber auch aus anderen Gründen kann man Leuckarts Anschauung nicht beipflichten. Wären wirklich alle Keime von Anfang an vorgebildet, also auf ein gewisses nicht allzuhohes Mass

[48]) Archiv für Naturgeschichte, 1882. S. 95.

[49]) Ebendaselbst S. 100.

beschränkt, so dürfte auch in den röhrenförmigen und insbesondere in den verzweigten Keimschläuchen von Bucephalus, die ja eine grosse Wachstums- und Verästelungsfähigkeit besitzen, die Zahl derselben nie zunehmen, d. h. die jungen Aeste müssten leer bleiben oder dürften nur bewegliche Cercarien enthalten, welche von älteren Aesten, in denen sie sich entwickelten, hineingekrochen wären. Dass dies nicht der Fall ist, dass im Gegenteil fast sämmtliche Schläuche Entwicklungszustände der Larven beherbergen, lehrt schon eine ziemlich oberflächliche Beobachtung.

Es muss also während des Lebens der Amme eine Vermehrung der Keimkörper statthaben. Für dieselbe bleiben bloss zwei Möglichkeiten: Teilung derselben oder Knospung aus der Wandung der Mutter. Für erstere liegen keine Beobachtungen vor, wol aber für letztere; aus früherer Zeit die schon genannten Untersuchungen von G. Wagener, aus neuester Zeit die Arbeit von Thomas.

Auch Thomas erklärt die hellen runden Kernzellen, welche das hintere Ende der Larve, wie der Sporocyste und Redie erfüllen, als die Keimzellen der nächsten Generation.[50]) Aber daneben fand er bei den Ammen noch eine zweite Form der Sporenbildung, der, wie es scheine, die Mehrzahl der Keimkörper ihren Ursprung verdanke: Bildung durch Knospung vom inneren Epithel der Wandung aus, indem einzelne Zellen sich stark vergrössern und durch Furchung eine Morula erzeugen.[51])

Mit diesem Berichte stimmen die von mir aufgefundenen Thatsachen vollständig überein. Meine Beobachtungen wurden vornehmlich gemacht an den jüngeren Sporocysten auf den Kiemen der Cycladen, welche die gesuchten Stadien zwar nicht allzuhäufig, aber doch mit der wünschenswertesten Deutlichkeit gaben. Einzelne Entwicklungsstufen fanden sich auch bei anderen Sporocysten.

Eine Zelle an einer beliebigen Stelle des Epithels teilt sich senkrecht zur Axe des Keimschlauches in zwei Zellen (Fig. 21), welche dann durch weitere Zweiteilung 4, 8 Zellen u. s. w. erzeugen (Fig. 22, 23). Die Teilungsstadien, wie sie Wagener angibt,[52]) eingekerbte Kerne und Zellwandungen, habe ich nicht gesehen, wo-

[50]) a. a. O. S. 112, 115, 125.

[51]) a. a. O. S. 115, 125.

[52]) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer, S. 36.

mit aber durchaus kein Beweis gegen seine Darstellung gegeben sein soll. Vielleicht repräsentiren die Kerne in Fig. 23 und 26, welche zwei Kernkörperchen enthalten, ein beginnendes Teilungsstadium.

Die Zellen der Keimkörper besitzen Kerne von der Grösse der Epithelkerne (ca. 0,006 mm) mit grossem Kernkörperchen und einem kleinen Hof von Zellplasma um denselben, so dass ein solcher Zellballen fast nur aus Kernen mit Kernkörperchen besteht. Es sind dies lauter Momente, wie sie bei jungen lebenskräftigen Zellen, die lebhaft wachsen und sich vermehren, vorkommen.

Die so entstandenen Zellhaufen liegen anfangs mitten zwischen den Zellen des Keimepithels, sich von diesem durch ihre dunkle Färbung[53]) und bestimmten Umrisse ziemlich scharf abhebend. Allein sie bleiben nicht allzulange Zeit mit ihm in Verbindung. Schon in einem sehr frühen Stadium, da der Keimkörper erst aus wenigen Zellen besteht, beginnt die Ablösung. Die Keime werden aus dem Epithel hinaus und gegen die centrale Höhlung der Sporocyste gedrängt, wol durch den Druck, welchen das umgebende Epithelgewebe auf die wachsende Zellenmasse ausübt. Sie bleiben noch einige Zeit als runde oder eiförmige oder kegelige Körper an der Innenwandung der Amme sitzen und fallen dann in die Höhlung derselben hinein (Fig. 25, 26).

Nur in seltenen Fällen lassen sich noch Keimkörper mit grösserer Zellenzahl innerhalb der Ammenwandung auffinden (Fig. 24).

Durch dieses frühe Abfallen erklärt sich die Thatsache, dass man nur selten Keime am oder im Mutterboden sitzen findet, in sehr ungezwungener Weise. Damit erklärt es sich aber auch, warum die Entstehung derselben so lange Zeit in Dunkel gehüllt war und zu allerlei hypothetischen Erklärungsversuchen Anlass gab.

Die abgefallenen Keime schwimmen frei in der inneren Höhlung der Amme in der ernährenden Flüssigkeit, welche dieselbe erfüllt, oder sie sind von einander getrennt durch Fasern (Trabekeln), welche die Körperhöhle der Sporocyste nach verschiedenen Richtungen hin durchziehen und Kerne in grösserer oder geringerer Zahl enthalten können, wie sie auch Thomas abbildet und beschreibt.[54])

[53]) Sie bestehen ja fast nur aus Kernsubstanz, welche von Farbstoffen viel stärker tingirt wird, als das gewöhnliche Zellprotoplasma.

[54]) a. a. O. S. 124, Taf. III, Fig. 12.

Aehnliche Fasern sahen schon Filippi bei den Redien der Cercaria coronata[55]) und Guido Wagener bei den Sporocysten der Cercaria cystophora.[56])

Im Anschlusse hieran muss ich noch einige Beobachtungen mitteilen, welche sich mit der oben gegebenen Schilderung nicht recht vereinigen liessen. Bei einzelnen Sporocysten der Cercaria macrocerca standen die Keimkörper, die noch aus wenigen Zellen bestanden, an der Peripherie eines körnigen, einige Kerne enthaltenden Gerinnsels, welches dem innerhalb der Epithelzellen befindlichen vollständig glich (Fig. 27, 28). In einem anderen Falle, bei einer Sporocyste derselben Art, schien von einer Stelle der seitlichen Wandung aus eine starke Zellwucherung stattzufinden, welche ebenfalls an ihrer Peripherie kleine Keimkörper aufwies.

Durch die erwähnten Thatsachen wird also die von G. R. Wagener und Metschnikoff aufgestellte Theorie, wonach die Keime in den Ammen der Trematoden als Derivate einer Zelle der Wandung zu betrachten sind, in ihrem vollen Umfange bestätigt. Wie sich jedoch die „Keimzellen" der Larve zu den Keimkörpern der Amme verhalten, darüber eine Entscheidung zu treffen, ist mir leider nicht vergönnt gewesen. Dass sie nicht einzig und allein das Substrat für die Keimkörper darstellen, wie dies Leuckart meint, geht wol aus dem vorher Gesagten unwiderleglich hervor. Aber ich kann keine Beweise weder für, noch gegen die Ansicht von Thomas beibringen, dass beide Entstehungsformen, diejenige durch Keimzellen sowie diejenige durch Knospung, neben und nach einander am selben Ammentiere statthaben, ebensowenig wie mir ein Urteil zusteht über die Annahme von Schauinsland,[57]) dass die Zellen, welche den hinteren Teil der Larve erfüllen, z. T. sogleich in Keimkörper durch Teilung sich umwandeln, z. T. auch sich zuerst der Ammenwandung, also der Muskelschicht als ein Epithel anlagern, und sich dann erst in Keimkörper umbilden. Er schildert dieses Epithel als sehr inconstant und veränderlich in seiner Ausbildung und Ausdehnung, je nach den Contractionszuständen der Larve, indem die Zellen ihren Platz verlassen und sich wieder ansetzen können.

[55]) Deuxième mémoire etc. a. a. O. XVI. Bd. S. 426.

[56]) Ueber Redien und Sporocysten, in: Archiv von Reichert und Dubois-Reymond, 1866, S. 146.

[57]) a. a. O. S. 486, 493.

Schauinsland vergleicht den ganzen Vorgang der Keimkörperbildung mit der Entstehung der Tochter- und Enkelgeneration bei Gyrodactylus[58]) und erklärt demgemäss die Keimzellen als zurückgebliebene Furchungselemente, welche sich innerhalb des alten Tieres zu neuen Organismen entwickeln.[59]) All' dies muss einer späteren Untersuchung vorbehalten bleiben; mit blossem Theoretisiren ist man noch selten besonders weit gekommen.

Bis jetzt ist jedenfalls die Thatsache durch Beobachtungen genügend erhärtet, dass die Keime der Tochtergeneration durch Zellvermehrung im inneren Epithel der Ammen entstehen. Der Akt der Erzeugung ist darum auch ferner, solange nicht direkte gegenteilige Untersuchungen vorliegen, als ein ungeschlechtlicher anzusehen und kann als innere Knospung oder Sprossung aufgefasst werden: er findet im Innern der Amme aus den Keimblättern derselben statt. Der Entwicklungscyclus der Trematoden ist also noch immer als ein echter Generationswechsel in Anspruch zu nehmen.

C. Ueber die späteren Umbildungen der Ammen.

Schliesslich noch einige Bemerkungen über den Einfluss, welchen die allmählich heranwachsende Brut auf die Organisation und die Thätigkeit der Sporocysten ausübt. Gleiches gilt mutatis mutandis auch von den Redien.

Schon die ersten Beobachter, welche Sporocysten untersuchten, Steenstrup, de Filippi, Moulinié u. A. fanden, dass die Entwicklung der Brut eine Desorganisation der Amme mit sich bringe, ja endlich der Existenz derselben ein Ziel setze.[60])

Anfangs, wenn die Brut noch auf einer niedrigen Stufe der Ausbildung steht, wächst auch die Amme noch, weniger in die Breite, namentlich aber in die Länge. Später jedoch erfährt sie durch die sich entwickelnde Tochtergeneration nur noch eine

---

[58]) G. R. Wagener im Archiv von Reichert und Dubois-Reymond, 1860, S. 768 ff. und Metschnikoff in: Bulletin de l'Académie impériale de St. Pétersbourg, Bd. XVIII, S. 62—65.

[59]) a. a. O. S. 507.

[60]) Bekanntermassen kommt diese Erscheinung auch in anderen Tiergruppen vor.

passive Ausdehnung, welche hauptsächlich lateralwärts wirkt und eine Erweiterung nach den Seiten, d. h. also in die Breite erzielt. Diese Dehnung ist keine gleichmässig über den ganzen Ammenkörper sich ausbreitende Erscheinung. Sie hängt ab von der Zahl und Grösse der Keimkörper, welche in der betreffenden Zone des Ammenleibes angehäuft sind: sie wird desswegen in denjenigen Teilen des Keimschlauches, welche viele Keime enthalten, eine grössere sein, als in anderen Teilen, wo dies nicht der Fall ist.[61])

Hand in Hand mit dieser Dehnung geht eine Verdünnung der Ammenwandung verbunden mit Degeneration, wol auch mit teilweiser Resorption der Zellen. Für letztere spricht wenigstens die Thatsache, dass das Keimepithel an solchen Stellen, an denen ihm grössere Keimkörper anliegen, viel dünner ist als an den übrigen Teilen des gleichen Querschnittes. In Folge dieses Prozesses nehmen die einzelnen Schichten mehr und mehr an Höhe ab, ihre Kerne verlängern sich und werden körnig. Diese Dehnung kann bei der Sporocyste der Cercaria armata im äussersten Falle soweit gehen, dass die Wandung der Amme auf Schnitten als eine ganz dünne (ca. 0,001 mm hohe) feingekörnelte Grenze erscheint, welche von Stelle zu Stelle längliche Erweiterungen aufweist, worin eine dunkler gefärbte körnige Masse, der Rest eines Epithelkerns, liegt. Die Zahl dieser Kerne ist eine sehr geringe im Gegensatz zu den zahlreichen Kernen der ursprünglichen Wandung, eine Erscheinung, welche wol abgesehen von der Resorption auch auf das Eingehen der Epithelzellen in die Keimbildung zurückzuführen ist. Um diese Haut liegt eine zweite Membran von ähnlicher Beschaffenheit, welche sich durch ihre gelbe Färbung als die Blutkörperchenschicht kundgibt.

Das Dehnungsverhältniss beider Schichten ist nicht immer das gleiche; es variirt ziemlich stark, je nachdem an der Bildung des Paletots mehr oder weniger Zellen teilnehmen.

Die Erweiterung und die ihr entsprechende Degeneration tritt, wie gesagt, nie an allen Teilen der Amme zugleich auf, da sie ja ganz und gar abhängt von der Zahl und Grösse der Keimkörper.

---

[61]) Der Druck, welcher von der eingeschlossenen wachsenden Brut auf die Haut der Amme ausgeübt wird und diese spannt, erzeugt natürlich einen Gegendruck der letzteren. Wie stark derselbe ist, erhellt schon daraus, dass die Keime, welche aus der Amme genommen, stets rund oder elliptisch sind, in derselben durch die gegenseitige Abplattung als unregelmässig vieleckige Körper erscheinen (vgl. Fig. 1).

Man kann daher unter Umständen Keimschläuche finden, welche an ihrer Wandung alle Stadien vom fast unversehrten Zustande bis zur völligen Rückbildung aufweisen. Bei einer Sporocyste z. B. von 1 mm Länge schwankte das Grössenverhältniss des Epithels in einer Länge von 0,1 mm zwischen 0,025 und 0,007 mm, in einem anderen Falle zwischen 0,003 mm an einer Stelle, wo ausgebildete Cercarien lagen, und 0,02 mm an dem von Keimkörpern fast freien hinteren Teile.

Am ehesten tritt die Dehnung im Allgemeinen in der Mitte und in der vorderen Hälfte, am spätesten am hinteren Ende der Sporocyste ein, weil dieses von dem seitlich wirkenden Druck der eingeschlossenen Brut nur wenig berührt und erst später von den Keimen erfüllt und erweitert wird. Die letzteren liegen ja vornehmlich in der vorderen Hälfte und bewirken dort die starke Dehnung, welche selbst bis zum völligen Verschwinden des Saugnapfes führen kann.

Die Fähigkeit, Keimkörper durch Knospung zu erzeugen, geht auch älteren Sporocysten noch nicht ab, da sie ja ausschliesslich auf der Beschaffenheit des Epithels beruht und nur durch die Degradation desselben einen Abschluss finden kann. Ist es noch ziemlich unversehrt, dann steht der Keimbildung nichts im Wege. Daher finden wir auch bei Sporocysten, welche bereits ausgebildete Cercarien in grösserer Zahl enthalten, konische Knospen der Wandung ansitzen, aber der obigen Darlegung entsprechend in der Nähe des hinteren Endes, da hier noch ein höheres weniger rückgebildetes Epithel vorhanden ist. So betrug in einer Sporocyste die Höhe des Epithels in der Nähe des Pols, wo ihm ein Keimkörper ansass, 0,006 mm, in der Mitte der Amme dagegen 0,002 mm.

Die Sporocysten der Cercaria armata sind anfänglich nur in geringer Zahl im Gewebe der Schnecke vorhanden, vermehren sich aber dann, sei es durch Teilung oder als Grossammen durch Erzeugung von Ammen, mehr und mehr. Sie verdrängen dadurch, sowie durch ihr Wachstum und die Dehnung durch ihre Brut das Gewebe der Schnecke, so dass zuletzt, insbesondere bei alten Teichhornschnecken, an Stelle der Leber und Keimdrüse ein grosser Haufe von Sporocysten liegt. Auf Quer- und Längsschnitten erscheint dann erstere geradezu als ein System von Hohlräumen, gebildet durch die verdünnten, d. h. ausgeweiteten Wände der Sporocysten, welche sich

auf längere oder kürzere Strecken berühren und gegenseitig abplatten können. Ja unter Umständen liegen die Keimschläuche so enge beisammen, dass die Membranen der einzelnen Tiere geradezu als verschmolzen gelten können. Man erkennt dann nur an den Stellen, wo drei und mehr Ammen zusammenstossen, durch die hier zwischen ihnen auftretenden Lücken, dass jede ihre eigene Hülle besitzt. In den Höhlungen liegt die Tochtergeneration in ihren verschiedenen Entwicklungsstufen von dem der Wandung ansitzenden Keime bis zum ausgebildeten Tiere.

Mit der Ausdehnung der Amme durch die in ihr wohnende Brut und der dadurch bedingten Degeneration der Gewebe verbindet sich eine Verringerung der physiologischen Leistungen, deren die Amme fähig ist. Zu diesen gehört vor Allem die auf dem Vorkommen einer Muscularis beruhende Bewegungsfähigkeit. Jüngere Sporocysten zeichnen sich im Allgemeinen durch ihre grössere Aktivität aus, welche sich teils in wellenförmigen Contractionen der Leibeswandung, teils in Bewegungen der beiden Enden, vor allem des sich verkürzenden und verlängernden, verdickenden und verdünnenden Hinterendes äussert, was bereits bei der Paletotbildung beschrieben wurde (vgl. S. 12). Diese Beweglichkeit geht proportional mit der Entwicklung der zweiten Generation zurück, sodass diejenigen Sporocysten, welche ausgebildete Cercarien in grösserer Zahl enthalten, meistens bloss noch dünne, fast leblose Säcke darstellen. Dagegen können sie, zumal dann, wann nur wenige ihrer Cercarien bereits ihre vollkommene Entwicklung erreicht haben, noch schwache und wenig ausgiebige Contractionsbewegungen vornehmen und zwar am hinteren Ende, das ja auch durch die Fähigkeit der späten Keimbildung seine langsamere Entartung erweist. Ich habe dies bei der Sporocyste von Cercaria macrocerca beobachten können. Nur solche Sporocysten, welche in der Jugend eine sehr grosse Lebhaftigkeit zeigen, wie z. B. diejenigen von Cercaria micrura, vermögen auch später ziemlich starke Contractionen zu vollführen.

Am Ende bildet also im Allgemeinen die ganze Amme einen leblosen Sack ohne jede Spur einer Organisation, dessen lebhaft umherkriechende Brut an allen Seiten durchzubrechen sucht und so schliesslich den Körper der Mutter zerstört.

Würzburg, im November 1883.